Die Reservestoffbehälter der Knospen von *Fraxinus excelsior*

von

Ferdinand Schaar.

(Mit 1 Tafel.)

Aus dem botanischen Institute der k. k. Universität in Graz.

(Vorgelegt in der Sitzung am 8. Mai 1890.)

Physiologische Betrachtungen über Knospendecken hatten bis jetzt hauptsächlich den Zweck, die Schutzfunction derselben für die eingeschlossenen jungen Laub- und Blüthenblätter zu erweisen. Zunächst sind von Grüss [1] Untersuchungen über die Knospenschuppen der Coniferen und deren Anpassung an Standort und Klima angestellt worden, wobei der Verfasser von der Voraussetzung ausging, dass sich gewisse Beziehungen zwischen der Ausbildung der als Schutzvorrichtungen dienenden Knospenschuppen einerseits, den Standorts-, respective klimatischen Verhältnissen andererseits würden nachweisen lassen. Fast gleichzeitig hat Cadura [2] eingehende Studien über die Schutzfunction der Knospendecken dikotyler Laubbäume gemacht und den anatomischen Befund physiologisch unter Zugrundelegung des mechanischen Principes und bekannter Eigenschaften cuticularisirter Epidermen, Wachsüberzüge u. s. w. gedeutet. Feist [3] hat dann nach Cadura noch andere Schutzeinrichtungen der

[1] Joh. Grüss, Die Knospenschuppen der Coniferen und deren Anpassung an Standort und Klima. Inaugur. Dissert. Berlin 1885.

[2] Rich. Cadura, Physiologische Anatomie der Knospendecken dikotyler Laubbäume. Inaug. Dissert. Breslau 1886.

[3] Aug. Feist, Über Schutzeinrichtungen der Laubknospen dikotyler Laubbäume während ihrer Entwicklung. Nova acta Leopoldina Bd. 51. Nr. 5. 1878.

Knospen namhaft gemacht und gezeigt, dass neben besonderen blattartigen Gebilden auch andere Theile der Pflanze den Schutz der Knospe übernehmen können, verschiedene Theile des Tragblattes, der Rinde und selbst Trichome allein; er erörtert dabei vorzugsweise die Schutzverhältnisse der intrapetiolaren Knospen.

Alle diese Arbeiten beruhen auf der Annahme, dass die Knospentegmente ausschliesslich Schutzorgane seien. Diese Ansicht ist bereits von H. Schacht [1] ausgesprochen worden, welcher gleichzeitig die Behauptung aufstellte, dass die Tegmente „keine Nahrungsstoffe für die Pflanze enthalten". Später ist die Frage, ob die Tegmente nicht auch in gewissen Fällen als Reservestoffbehälter dienen, nicht wieder aufgeworfen worden. Mikosch [2], dem wir zahlreiche Details über die Anatomie und Morphologie der Knospendecken von Laubbäumen verdanken, leugnet die von älteren Forschern (Turpin, Link) hin und wieder hypothetisch ausgesprochene physiologische Analogie der Tegmente mit Kotyledonen und weist in dieser Beziehung darauf hin, dass die „Kotyledonen in der Regel Reservestoffbehälter sind, in den Knospendecken Reservestoffe aber fehlen"; die in Rede stehenden Organe hätten „mit einander nichts gemein, als dass sie Blattorgane seien".

Die Vermuthung, dass die Tegmente bei gewissen Bäumen vielleicht doch auch als Reservestoffbehälter fungiren, gewann neue Nahrung durch die Untersuchungen, welche Hartig [3] an der Buche betreffs des Reservestoffvorrathes der Stämme und Äste angestellt hat. Dieselben führten zu dem Resultate, dass „unter normalen Verhältnissen die Ablagerung der Reservestoffe im Bauminneren neben der Aufgabe, zum kleineren Theile im Folgejahre die Neubildung der Triebe und des Jahresringes ein-

---

[1] H. Schacht, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Berlin 1859. pg. 98.

[2] K. Mikosch, Beiträge zur Anatomie und Morphologie der Knospendecken dikotyler Holzgewächse. Diese Sitzber., Bd. 74. I. Abthl. Nov. 1876.

[3] Robert Hartig, Über den Einfluss der Samenproduction auf Zuwachsgrösse und Reservestoffvorrath der Bäume. Allg. Jagd- und Forstzeitung, herausgegeb. v. Prof. Dr. Lorey und Prof. Dr. Leh r. Januar 1889. Frankfurt a. M.

zuleiten, vorzugsweise der Aufspeicherung eines Vorrathes zu der Ermöglichung der Samenproduction diene". Hat dieser Vorrath dann eine gewisse Höhe erreicht, dann entledigt sich der Baum des Überschusses durch Eintritt eines Blüthen- und Samenjahres. Dies führte auf den Gedanken, dass die Pflanze für die Knospe eigene Reservestoffbehälter ausbilde, deren aufgespeichertes Material nur dazu diene, die Entfaltung der Knospe im Frühjahr zu fördern. Dass derartige Reservestoffbehälter in erster Linie die Knospendecken sein könnten, lag von vornherein auf der Hand. Die in der Anatomie der Knospendecken so häufig erwähnte Dickwandigkeit der Zellen des Grundparenchyms (in Verbindung mit einem späten Abfall der Tegmente) liess vermuthen, dass darin vielleicht in manchen Fällen eine Speicherung von Reservecellulose zu suchen sei. Dazu kommt noch die oft ganz beträchtliche Dicke der Knospendecken, welche nicht immer allein durch ihre Schutzfunction zu erklären sein dürfte.

All' dies veranlasste meinen verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. G. Haberlandt, mich im verflossenen Herbst anzuregen, diesbezüglich Untersuchungen an Knospen dikotyler Laubbäume anzustellen. Möge es mir an dieser Stelle erlaubt sein, ihm den innigsten Dank für seine mannigfache Hilfe bei dieser Arbeit auszusprechen.

Es war entschieden ein glücklicher Griff, als ich gleich zu Beginne der Untersuchungen die Winterknospen von *Fraxinus excelsior*, der Esche, vornahm; denn bei keinem anderen Baume fand ich die in dieser Arbeit in Betracht kommenden Verhältnisse in so schöner und augenfälliger Ausbildung, weshalb ich mich denn begnügte, *Fraxinus* allein möglichst genau zu untersuchen. Schon die äussere Gestalt der ruhenden Knospen zeigt Auffallendes. Die Knospen, an und für sich kräftig entwickelt, sitzen immer auf seitlich verbreiterten oder allseitig angeschwollenen Stengelpartien auf. Die Knospendecken entsprechen morphologisch Blattscheiden und werden von Mikosch passend als Vaginaltegmente bezeichnet.

Bezüglich der Zahl der Knospendecken, für die Mikosch ganz allgemein die Zweizahl behauptet, muss wohl zwischen der

stets stärkeren Terminalknospen und den axilen Knospen unterschieden werden. Erstere haben vier in zwei zweigliedrigen alternirenden Quirlen gestellte und mit den Rändern übereinandergreifende Tegmente. Die axilen Knospen hingegen haben nur zwei. Die Knospendecken besitzen eine intensiv schwarzgefärbte Aussenseite, was von Trichomgebilden herrührt, die Mikosch ausführlich beschreibt.

Ähnliche Trichome erfüllen auch dicht die im Innern der Knospe vorhandenen Hohlräume.

Auf diese eigentlichen Tegmente folgen gegen das Innere der Knospe zu eine Anzahl analog wie Tegmente gebauter Phyllome, denen nur die schwarzgefärbte Aussenseite fehlt und die bei der Entfaltung der Knospe stärker als die äussersten Tegmente wachsen. Von allen diesen Tegmenten im weiteren Sinne des Wortes gilt nun das im nachfolgenden Gesagte.

Ein Schnitt durch ein Tegment einer ruhenden Knospe hat auf den ersten Blick eine überraschende Ähnlichkeit etwa mit einem solchen durch die Cotylen von *Impatiens Balsamina* [1] oder durchs Endosperm einer Kaffeebohne. Das Grundparenchym, namentlich in den Tegmenten der Terminalknospen erheblich entwickelt, weist starke Verdickungen der Zellwände auf, die in ihrem optischen Verhalten collenchymatischen Verdickungen gleichen. Jod und Schwefelsäure geben in den Verdickungsschichten prächtige Cellulosereaction, Chlorzinkjod färbt sie blaugrau. Die Wände sind von zahlreichen Porencanälen durchsetzt, welche in der Flächenansicht der Wände sich als elliptisch umschrieben erweisen. Eine äusserst zarte Schichtung der verdickten Wände lässt sich in günstigen Fällen bemerken. Gegen das Zelllumen zu ist stets ein auch die Tüpfelcanäle auskleidendes, scharf differenzirtes Innenhäutchen (Grenzhäutchen) vorhanden. Auch gegen die Intercellularräume zu grenzen sich die verdickten Membranen durch ein relativ ziemlich dickes Aussenhäutchen ab. Innen- und Aussenhäutchen färben sich mit Jod und Schwefelsäure dunkelblau. Die Mittellamelle ist an in Wasser liegenden Präparaten nur sehr undeutlich zu beobachten; beim

[1] Vergl. E. Heinricher, Zur Biologie der Gattung Impatiens Flora. 1888.

Quellen nach Zusatz von Salzsäure oder verdünnter Schwefelsäure tritt sie deutlicher hervor. An solchen Präparaten sieht man auch bisweilen recht gut, dass sich die Aussenhäutchen in die Mittellamelle fortsetzen. Doch ist die entsprechende Hälfte der Mittellamelle dünner und weniger lichtbrechend, als das ihre Fortsetzung bildende Aussenhäutchen. Dieses letztere ist also entwicklungsgeschichtlich auf die Mittellamelle zurückzuführen, es hat aber zweifellos nach erfolgter Ausbildung der Intercellularräume noch eine nachträgliche, mit Dickenzunahme verbundene Metamorphose erfahren. Die Mittellamelle färbt sich mit Jod und Schwefelsäure nur ganz schwach blau. Nach Behandlung mit schwefelsaurem Anilin oder Phloroglucin und Salzsäure bleibt sie ungefärbt, ist also nicht verholzt.

Die Schliesshäute der Tüpfel setzen sich, so viel ich beobachten konnte, aus der Mittellamelle und den unmittelbar an sie grenzenden Innenhäutchen zusammen.

Der Inhalt der Zellen ist ein substanzreiches, mit Jod sich intensiv braun färbendes, dicht granulirtes Plasma, das stets unter vielen als winzige Stäbchen erscheinenden Kalkoxalatkrystallen einen grossen Quadratoctaeder derselben Substanz führt, der namentlich in Glycerinpräparaten deutlich wird.

Der Kern jeder Zelle enthält ein oder zwei Krystalloide, die ob des Substanzreichthums des Plasmas schwierig zu sehen sind und auf die ich noch zurückkommen werde.

Die Ähnlichkeit des Gewebes mit dem dickwandiger Endosperme rief den Gedanken wach, ob nicht etwa in ähnlicher Weise, wie Tangl[1] es zuerst bei Endospermen gefunden, Plasmaverbindungen zwischen benachbarten Protoplasten nachgewiesen werden könnten. Behandlung mit Jod und Schwefelsäure, wodurch Tangl schöne Resultate bei Endospermen von Gramineenfrüchten erzielte, gaben keine zweckdienlichen Präparate, hingegen lieferten die nach Gardiner's Methode (verdünnte Schwefelsäure und Pikrin-Alkohol-Anilinblau) behandelten Schnitte ziemlich günstige Resultate. (Fig. 4). Man erhielt dabei intensiv blaugefärbte Protoplasten zwischen den gequol-

[1] Tangl, Über offene Communicationen zwischen den Zellen des Endosperms einiger Samen. Pringsheims Jahrbchr. Bd. 12. 1880.

lenen, farblosen Membranen. Es gehört einige Übung dazu, den richtigen Quellungszustand der Membranen zu erhalten. Gelungene Präparate lassen dann erkennen, wie von den einzelnen geschrumpften Protoplasten nach allen Seiten Fortsätze in die Tüpfelcanäle hinein ausstrahlen. Jeder Fortsatz entspricht einem solchen der benachbarten Zelle. Oft konnte ich da bemerken, dass vom Ende eines solchen dicken Fortsatzes büschelförmig zarte Fäden in den Tüpfelcanal ausstrahlten. Zwischen den beiden angeschwollenen Enden solcher sich entsprechender Fortsätze liegt die gequollene, ebenfalls tingirte Schliesshaut. (Fig. 7). Ihre Tinction rührt offenbar von zarten, tingirten Verbindungsfäden der Protoplasten, die in ihr stecken, her.

Die Verbindungsfäden in Form einer feinen Strichelung der Schliesshaut nachzuweisen, war mit meinen optischen Mitteln selbst in den günstigsten Fällen nicht möglich.

Ein derart gebautes und ich will gleich sagen, Cellulose in Form von Wandverdickungen speicherndes Gewebe beschränkt sich jedoch nicht auf die Tegmente allein, sondern auch das gesammte die Insertionsstelle der Knospe bildende Gewebe ist ebenso wie das beschriebene gebaut und es lässt sich leicht an gelungenen Längsschnitten die scharfe anatomische Grenze zwischen dem eigentlichen Markgewebe, dessen Wände verholzt sind und das, wie gleich des näheren erörtert werden soll, stärkehältig ist, und dem stärkefreien Reservestoffgewebe, dessen Wände aus Reservecellulose bestehen, nicht nur mikroskopisch, sondern auch nach Einwirkung von schwefelsaurem Anilin oder Jod schon makroskopisch feststellen.

Wie bereits erwähnt, ist das Markgewebe unter jeder Knospe im reichlichsten Masse stärkehältig und zwar lässt sich an Längsschnitten leicht erkennen, wie gerade stets unter jeder Knospe eine locale Stärkeanhäufung, ein Stärkereservoir, sich befindet, das dann allmählich in den dem Holzkörper innen anliegenden Stärkemantel (Stärkering) übergeht. Die Stärkekörner sind einfach und so dicht gelagert, dass sie abgeplattete Grenzflächen besitzen und daher eckig erscheinen. Unter den stets stärker als axile Knospen entwickelten Terminalknospen ist das Markgewebe oft bis auf 2 *cm* Stengellänge dicht mit Stärkekörnern erfüllt. Unter jeder axilen Knospe sodann ist

das Markgewebe wieder ganz local bis zur Knospeninsertion mit Stärke vollgepfropft. Ein Querschnitt in dieser Höhe durch den Stengel geführt (Fig. 3) zeigt, dass die Stärkeanhäufung auf die Insertionsstelle der Knospe beschränkt ist. Macht man sich etwas dickere, mediane Längsschnitte durch die entsprechenden Stellen, so kann man die Stärkereservoire nach Behandlung mit Jod makroskopisch schön zur Anschauung bringen. Die Fig. 1 und 2 sind nach solchen Präparaten gezeichnet.

Ich gehe jetzt zu den Veränderungen über, welche die Tegmente und die Stärkereservoire an den Insertionsstellen der Knospen beim Austreiben derselben erfahren.

Die gleich anfangs März von mir in einen Warmkasten gebrachten Zweige von *Fraxinus* begannen bald auszutreiben und eine axile Knospe entwickelte Blüthen und einige Blätter Hiebei möchte ich bemerken, dass auch im Freien die axilen Knospen weit früher zur Entfaltung kommen als die terminalen. Die von mir sofort in Untersuchung genommenen Tegmente erwiesen sich schon äusserlich verändert; sie waren um die Hälfte ihrer früheren Grösse gewachsen, ihre Consistenz war nicht mehr knorpelig, sondern schwammig und zwischen den durchs Wachsthum auseinander gerückten Trichomen schimmerte grün das chlorophyllhältige Gewebe des Tegmentes durch. Ein Schnitt durch ein Tegment zeigte, welch bedeutende Veränderungen in demselben vor sich gegangen waren. An Stelle des aus stark verdickten, mit substanzreichem Plasma erfüllten Zellen bestehenden Grundparenchyms war ein lockeres, dünnwandiges, plasmaarmes Gewebe getreten. Die Verdickungsschichten waren gelöst, und ein mit Fehling'scher Lösung behandelter Schnitt gab in reichlichem Maasse die Zuckerreaction. Die Zellen selbst liessen grosse Intercellularen zwischen sich frei und an den noch nicht ganz gelösten Verdickungsschichten liess sich der Lösungsmodus eingehender studiren. Die Lösung geht äusserst unregelmässig von statten; sie ergreift nicht nur die secundären Verdickungsschichten, sondern auch die Mittellamelle und das Aussenhäutchen; von der ganzen Membran bleibt zuletzt nur das Innenhäutchen übrig. Die Verdickungsschichten schmelzen langsam von aussen nach innen zu ab, die Intercellularen werden immer grösser, und man bekommt zur Genüge Stadien zu sehen,

wo dem Innenhäutchen vereinzelt noch ein ungelöstes Membranstück mit rundem Contour aufsitzt. (Fig. 9.) Am längsten bleiben derartige ungelöste Partien der Verdickungsschichten rings um die Tüpfel herum erhalten, deren Schliesshäute gleichfalls ungelöst bleiben. Während der Lösung bemerkt man nirgends Corrosionscanäle, kein Abbröckeln, sondern der Lösungsprocess besteht in einem langsamen, höchst unregelmässigen Abschmelzen; die wellig gebogene Abschmelzungslinie ist dabei stets continuirlich glatt. (Fig. 8, 9, 10). An dieser Stelle will ich bemerken, dass nicht nur das Grundparenchym der Tegmente, sondern auch das an der Insertionsstelle der Knospe gelegene Reservestoffgewebe bis auf die Innenhäutchen und die Tüpfelschliesshäute in seiner ganzen Ausdehnung gelöst wird.

Der beschriebene Lösungsmodus lässt sich unter keiner der von Reiss[1]) aufgestellten Arten der Lösung von Reservecellulose einreihen. Eine gewisse Ähnlichkeit hat er noch mit der „intralamellaren Lösung", welche darin besteht, dass ausser der Mittellamelle nur jene Schicht sich erhält, welche die Membran gegen das Plasma abgrenzt; in unserem Falle findet eben auch eine Lösung der Mittellamelle statt.

Die geschilderten Verhältnisse erinnern andererseits an jene, welche Tangl[2] bei Gramineenfrüchten bezüglich der Auflösung der gespeicherten Cellulose in der Aleuronschicht gefunden hat. Auch hier bleibt nur das Innenhäutchen übrig; während aber hier die Zellen schliesslich lose nebeneinanderliegen, bewerkstelligen in unserem Falle die Schliesshäute den Zusammenhang der nunmehr die Zellmembranen repräsentirenden Innenhäutchen. (Fig. 11.)

Der Zellinhalt macht ebenfalls grosse Veränderungen durch; der Substanzreichthum des Plasmas nimmt gewaltig ab und die Auffindung der in den Zellkernen constant vorkommenden Krystalloide hat jetzt keine Schwierigkeiten. (Fig. 11, 12). Sie werden von Jod, Eosin, Fuchsin und anderen Färbemitteln ent-

[1] R. Reiss, Über die Natur der Reservecellulose und ihre Auflösungsweise bei der Keimung der Samen. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 7. Octoberheft 1889.

[2] Tangl, Studien über das Endosperm einiger Gräser. Diese Sitzber. Bd. 92. Juliheft 1885.

sprechend gefärbt, und quellen in Kalilauge und Wasser auf. Soviel ich beobachten konnte, werden die Krystalloide bei der Entfaltung nicht gelöst. Die gegen aussen liegenden Parenchymzellen der entfalteten Knospendecken führen in reichlichem Maasse Chlorophyllkörner, in denen man ohne Mühe Stärkeeinschlüsse nachweisen kann. Nach der Entleerung des Speichergewebes der Tegmente geht also dasselbe nicht zu Grunde, wie dies für Endospermgewebe gilt; das ausgiebige Wachsthum während der Entleerung und namentlich das Auftreten von Chlorophyllkörnern in dem dünnwandig gewordenen Speichergewebe erinnert vielmehr lebhaft an das analoge Verhalten des von Heinricher eingehend beschriebenen dickwandigen Speichergewebes der Cotylen von *Impatiens*-Arten.

Hand in Hand mit der Lösung der Verdickungen geht die der oben beschriebenen, im Markgewebe local gespeicherten Stärke. Alle diese Beobachtungen, welche an künstlich im Warmkasten zur Entfaltung gebrachten Knospen angestellt wurden, fanden später bei der Untersuchung der in der freien Natur entfalteten Knospen volle Bestätigung.

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung lassen sich in folgenden Punkten zusammenfassen:

1. Die Knospentegmente der Esche besitzen ein dickwandiges Grundparenchym, welches als Speichergewebe fungirt. Bei der Entfaltung der Knospen werden die aus Reservecellulose bestehenden Verdickungsschichten der Zellwände in ähnlicher Weise gelöst, wie dies für dickwandige Endospermgewebe bekannt ist.

2. Ein gleichartig gebautes Speichergewebe kommt auch in Form einer mehr oder minder dicken Gewebeplatte an der Insertionsstelle jeder Knospe vor.

3. Unter jeder Knospe befindet sich im Mark des Zweiges ein locales Stärkereservoir, welches im Frühjahr gleichfalls entleert wird.

Was mir hier für die Esche nachzuweisen möglich war, dürfte sich gewiss auch bei anderen Bäumen erweisen lassen; namentlich wären in dieser Hinsicht jene Tegmente zu untersuchen, welche dickwandiges Grundparenchym besitzen.

Figurenerklärung.

Die Vergrösserung ist, wo sie nicht besonders angegeben ist, eine 750fache.

Fig. 1. Terminalknospe im Längsschnitte; Tegmente und Stärkereservoire grau, natürl. Grösse.
„ 2. Zwei axile Knospen im Längsschnitte, natürl. Grösse.
„ 3. Stengelquerschnitt etwa in der Gegend *a b* der Fig. 2, nat. Gr.
„ 4. Zellgruppe aus dem Grundparenchym eines ruhenden Tegmentes. *i* Intercellularen, die Protoplasten schematisch gezeichnet.
„ 5. Zellgruppe aus der Knospeninsertion.
„ 6. Nach Gardiner's Methode behandelter Schnitt aus einem Tegment.
„ 7. Zwei Paare sich entsprechender Plasmafortsätze aus vorigem Schnitt. Zwischen den zurückgezogenen Enden liegen die tingirten Schliesshäute. (Hom. Imm. Hartn. 1/18.)
„ 8, 9, 10. Auflösungsstadien der Verdickungsschichten. Dem Innenhäutchen sitzen in Fig. 9 noch drei ungelöste Membranstücke auf.
„ 11. Längsschnitt durch ein dem Abfallen nahes Tegment. Protoplast einer Zelle nach der Natur gezeichnet; stellenweise noch Reste der Verdickungsschichten. *i* Intercellularen.
„ 12. Zellkern mit zwei Krystalloiden aus vorigem Schnitt.